Bennet A. W., Sullivan D. J. Defensive behavior against tertiary parasitism by the larva of Dendrocerus carpenteri, an aphid hyperparasitoid // J. N. Y. Entomol. Soc.— 1978.— **86**, N 3.— P. 153—160.
Boyle H., Barrows E. M. Oviposition and host feeding behavior of Aphelinus asychis (Hymenoptera : Chalcidoidea : Aphelinidae) on Schizaphis graminum (Homoptera : Aphididae) and some reaction of aphids to this parasite // Proc. Entomol. Soc. Wash.— 1978.— **80**, N 3.— P. 441—445.
Spenser H. Biology of the parasites and hyperparasites of aphids // Ann. Entomol. Soc. Amer.— 1926.— N 2.— P. 119—157.
Stary P. Aphid Parasites (Hymenoptera, Aphidiidae) of the Mediterranean Area // Rozpr. Českosl. Akad. Věd.— 1976.— **86**.— N 2.— P. 5—95.
Stary P. Seasonal relations between lucerne, redclover, wheat and barley agro-ecosystems through the aphids and parasitoids (Homoptera, Aphididae; Hymenoptera, Aphidiidae) // Acta entomol. bohemosl.— 1978.— **75**, N 5.— P. 296—311.
Stary P. Specifite parasitaire. Phenologie des hôtes et relations entre les agroecosystemes dans les programmes de lutte contre les insectes nuisibles (Hymenopteres : Aphidiides) // Ann. Zool. Ecol. anim.— 1978/1979.— **10**, N 3.— P. 335—343.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР
Получено 13.04.84

УДК 595.422/591.044

Л. А. Колодочка

РАЗВИТИЕ ТРЕХ ВИДОВ ХИЩНЫХ КЛЕЩЕЙ-ФИТОСЕЙИД (PARASITIFORMES, PHYTOSEIIDAE)

I. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ*

Влияние температуры на онтогенез хищных клещей-фитосейид, многие из которых играют большую роль в регулировании численности вредных растительноядных членистоногих, изучено далеко не достаточно. В литературе по этому вопросу можно встретить, как правило, лишь разрозненные данные о длительности развития клещей этого семейства при воздействии одного или нескольких значений постоянной температуры либо температуры, колеблющейся в определенных пределах. При проведении экспериментов авторы используют различные значения температуры или неодинаковые пределы ее изменения, что делает невозможным сравнение полученных результатов. Такие данные не дают также правильного и тем более полного представления о характере и закономерностях влияния температуры на развитие, поскольку известно, что длительность развития членистоногих зависит от роста температуры не линейно (Кожанчиков, 1961).

Нам известны лишь несколько работ, описывающих динамику развития фитосейид в различных температурных условиях. Бравенбур и Доссе (Bravenboer, Dosse, 1962) впервые для клещей этого семейства исследовали и представили графически зависимость развития *Phytoseiulus riegeli* Dosse (в настоящее время для этого вида используется название *Ph. persimilis* Athias-Henriot) при пяти постоянных температурах. Бегляров и Ущеков (1972) на основе обобщения известных и собственных данных о развитии клещей этого вида составили более совершенный график и рассчитали нижний температурный порог развития для всего цикла развития акарифага от яйца до взрослой особи. Наконец, де Мораэш и Макмертри (de Moraes, McMurtry, 1981), а также Бэди и Макмертри (Badii, McMurtry, 1984) привели данные об изменении длительности и скорости развития соответственно *Amblyseius citrifolius* (Denmark et Muma) и *Phytoseiulus longipes* Evans при четырех постоянных температурах и опубликовали уравнения скорости развития, нижние температурные пороги, термические константы развития отдельных фаз и онтогенеза в целом этих видов фитосейид.

В отечественных изданиях сведений об этой стороне экологии фитосейид нет, за исключением нашей работы (Колодочка, 1974), в которой приведены величины порогов развития и сумм эффективных температур (термических констант) для всех фаз

* Результаты исследования других фаз развития клещей и всего онтогенеза будут опубликованы позднее.

и цикла развития от яйца до имаго обоих полов клещей *Amblyseius andersoni* (Chant) и *A. reductus* Wainstein. Дальнейшее расширение и углубление исследований в этом направлении позволило уточнить известные и получить новые данные о закономерностях влияния температуры на развитие некоторых клещей-фитосейид, перспективных для использования в биологических методах борьбы с растительноядными клещами.

В экспериментах использовали растениеобитающих клещей *A. andersoni, A. reductus* из Европейской части и *A. longispinosus* (Evans) из южной части Дальнего Востока СССР. Яйца клещей, отложенные за небольшой промежуток времени значительным количеством (500 и более) самок различного возраста, отобранных наугад из лабораторной культуры, помещали поштучно на отдельные пронумерованные кусочки листьев фасоли размером около 1 см^2, размещенных на влажной вате в чашках Петри по общепринятой методике (Siegler, 1949; Morgan, Anderson, 1958). В каждый опыт помещали 50—100 яиц. При оптимальных для развития клещей температурах использовали меньше яиц, так как при этом выживало больше особей, чем в опытах с температурами, близкими к экстремальным. Чашки помещали в термостаты с водяной рубашкой, в которых поддерживалась заданная температура с точностью $\pm 0{,}2$ °С. Влажность в камере термостата сохранялась примерно на одном уровне за счет испарения воды из чашек и составляла около 90—98 %. Световой день длился 18 ч. Акарифагов в опытах кормили паутинными клещами рода *Tetranychus,* находящимися в преимагинальных фазах развития. Корм хищникам давали в избыточном количестве. Проверки, заключающиеся в подсчете количества особей хищника, перелинявших в следующую фазу развития, производили через равные промежутки времени, составляющие примерно 1/30 всего времени развития клещей от яйца до взрослой особи при данной температуре. Ориентировочная длительность развития определялась в предварительных опытах. Интервалы между проверками в опытах при 10—14° составляли 24 ч, в опытах при 16—18° — 12 ч, при 20—22° — 8 ч, при 24—26° — 6 ч, при 28—38° промежутки были равны 4 ч. Это обеспечивало достаточную точность в определении длительности развития каждой особи в отдельных фазах онтогенеза. Данные о сроках развития клещей от яйца до имаго получали суммированием данных о длительности пребывания их в преимагинальных фазах при каждой температуре. При этом наиболее полно выявляются основные закономерности, определяющие онтогенез каждого вида при одновременном сглаживании разброса экспериментальных точек.

В экспериментах с клещами *A. andersoni* и *A. reductus* использовали 12 значений температуры в пределах 10—32° с интервалом через каждые 2°. Для изучения особенностей развития *A. longispinosus* было использовано 14 температурных значений с тем же интервалом, но в более широких пределах (12—38°). Это было вызвано установленной в предварительных опытах большей термоустойчивостью этого вида по сравнению с предыдущими. Влияние иных факторов, в той или иной степени влияющих на длительность развития (влажность, длительность светового дня, количество пищи и т. п.), старались нейтрализовать стандартизацией их параметров.

Числовые данные о длительности развития клещей являются основой для проведения всех остальных расчетов и представляют самостоятельную ценность как непосредственный результат исследования. Поэтому несмотря на присутствие графиков, отражающих тенденции процессов, но не дающих возможности извлекать из них числовую информацию удовлетворительной точности, считаем целесообразным привести в таблицах усредненные величины длительности развития клещей, полученные для каждой температуры. Эти величины наносили на графики развития клещей в соответствующей фазе отдельно для самцов и самок трех видов. Значения скорости развития обоих полов клещей каждой фазы, определяемые из данных о длительности развития, помещали на те же графики*. Разброс эмпирических точек сглаживали, вычисляя уравнения регрессии скорости развития клещей от температуры при помощи метода наименьших квадратов (Урбах, 1963). Графически регрессия имеет вид прямой линии.

При содержании клещей в условиях, близких к верхнему температурному порогу, наблюдалось торможение их развития. Данные о длительности развития при таких

* Скорость развития (v, в процентах) определяется по формуле: $v = 100/T$ %, где T — длительность развития в сутках (Кожанчиков, 1961).

температурах в расчет не принимались. Таким образом, эмпирические уравнения регрессии скорости развития клещей от температуры были получены для *A. andersoni* и *A. reductus* в диапазоне 12—30°, для *A. longispinosus* — в диапазоне 14—32°. Уравнения зависимости длительности развития клещей от температуры можно получить преобразованием соответствующих уравнений скорости развития при разделении 100 на их правую часть. Подставление в соответствующие формулы конкретных значений температуры (x) позволяет рассчитать с достаточной степенью точности длительность (y) и скорость развития (100/y) клещей каждого вида в любой из фаз либо эти показатели для всего онтогенеза при заданной температуре. Заметное расхождение теоретических и полученных в эксперименте величин наблюдается в области повышенных (32° для *A. andersoni* и *A. reductus,* а также 34—36° для *A. longispinosus*) и пониженных (12 и 14° соответственно) температур, где эти показатели изменяются по иным зависимостям. В заключенном между этими значениями температурном диапазоне наблюдается высокая степень совпадения расчетных и экспериментальных значений длительности и скорости развития клещей. Эти замечания приложимы ко всем фазам развития и онтогенезу клещей в целом. Теоретические кривые на графиках строили по точкам, рассчитанным из уравнений регрессии длительности развития клещей.

Сравнение уравнений регрессии проводили с помощью методов регрессионного анализа (Зайцев, 1984).

Нижние температурные пороги развития определяли аналитически из уравнений регрессии скорости развития, но их можно получить графическим путем, проводя линию регрессии на графике до пересечения ее с осью абсцисс (температурная ось). При этом в точке пересечения определяют величину порога. Рассчитывали также температурные (термические) константы, дающие представление о количестве тепла, необходимого для завершения развития клещей в каждой фазе или в онтогенез *.

Расчет этого показателя был проведен как в широком (12—32°) для *A. andersoni* и *A. reductus,* 14—36° для *A. longispinosus*), так и более узком (14—30° для всех видов) диапазонах температур (далее в тексте и таблицах — соответственно «диапазон I» и «диапазон II»). Необходимость использования диапазона II для проведения расчетов термических констант вызвана желанием исключить из рассмотрения данные, полученные при максимально низких и предельно высоких температурах, когда разброс величин, вызванный большими индивидуальными отклонениями реакций отдельных особей на воздействие этого фактора, может иметь заметное влияние на расчет среднего значения показателя.

Всего в опытах было исследовано 173 самца и 671 самка *A. andersoni,* 135 самцов и 642 самки *A. reductus,* 170 ♂ и 390 ♀ *A. longispinosus.*

Самки фитосейид откладывают довольно крупные по отношению к размерам тела одиночные яйца. У клещей рода *Amblyseius* яйцо не окрашенное, полупрозрачное, овальное либо слегка суживающееся к одному концу. При откладке оно может слегка приклеиваться к поверхности субстрата, фиксируясь на нем быстро подсыхающим секретом, который покрывает оболочку яйца при прохождении его через половые пути самки. Довольно часто яйцо остается не приклеенным к субстрату, но достаточно хорошо удерживается на нем. Сквозь прозрачную оболочку яйца легко проследить за изменением его содержимого с течением времени. При помощи бинокулярного микроскопа на последних стадиях развития эмбриона отчетливо видны формирующиеся конечности будущей личинки.

Эмбриональное развитие завершается отрождением шестиногой личинки, которая у изученных нами видов относительно малоподвижна и большей частью не удаляется далеко от пустой скорлупы. Питание личинок этих видов не отмечено, хотя они имеют достаточно развитый ротовой аппарат. Через определенное при соответствующей температуре

* Термическая константа (K) вычисляется по формуле $K=T(t-c)$, где T — длительность развития клещей в определенной фазе либо в онтогенезе (в сутках), c — соответствующий нижний температурный порог, t — значение температуры, при которой происходило развитие (Кожанчиков, 1961).

для каждого вида время личинка линяет и переходит в следующую фазу — протонимфу. Особи в этой фазе развития имеют на одну пару ног больше и не отличаются по характеру питания от особей в последней из преимагинальных фаз — дейтонимф. Цикл развития заканчивается линькой дейтонимфы во взрослую особь — самца или самку.

Установлено, что при температуре 10° яйца клещей *A. andersoni* и *A. reductus* развиваются нормально и из них отрождаются личинки, способные переходить в следующую фазу. Личинки при этой температуре выходили из яйца с буроватым или красновато-коричневым содержимым кишечника, что хорошо заметно через прозрачные покровы тела, тогда как в норме кишечник имеет белесую, слегка желтоватую окраску либо не окрашен вовсе. Смертность личинок была сравнительно невысока, но отродившиеся из них протонимфы не питались и в массе гибли. При этом у части протонимф после линьки четвертая пара ног была приклеена к телу, то есть наблюдались нарушения развития, вызванные содержанием клещей при низкой температуре. Сходные явления проявлялись у клещей *A. longispinosus*, но при температуре 12°.

При развитии клещей при температурах, близких к верхнему температурному порогу, некоторые личинки не могли освободиться от скорлупы яйца и через некоторое время гибли. Другие, нормально вышедшие из яйца личинки проявляли необычную двигательную активность, покидали листья и тонули в воде, стремясь по всей видимости выйти из-под воздействия экстремально высокой для них температуры. Многие линяющие в протонимфу личинки не могли освободиться от экзувия и погибали, не приступая к питанию. Некоторые протонимфы покидали листья, попадали в воду и тонули. До фазы дейтонимфы доживала небольшая часть клещей, содержащихся при предельно высоких температурах. Часть таких особей вела себя беспокойно и в конце концов тонула. Оставшиеся клещи питались крайне неохотно и во взрослых особей не развивались. Распознавание клещей на преимагинальных фазах развития по признаку пола крайне затруднительно. Поэтому данные экспериментов, проведенных при близких к нижнему и верхнему порогам развития температурных условиях, в расчет не были приняты.

Эмбриональное развитие клещей *A. andersoni* и *A. reductus* подчиняется сходным закономерностям при изменении температуры. По сравнению с температурой 12° при 14° резко (почти в 2 раза, а для самцов *A. reductus* даже более) сокращаются сроки развития яиц этих видов (табл. 1). На развитие *A. longispinosus* в фазе яйца аналогичное влияние по сравнению с 14° оказывает температура 16°. По мере повышения температуры до 30° (для *A. longispinosus* — до 32°) длительность развития плавно уменьшается по гиперболической зависимости. Дальнейшее увеличение температуры, как уже отмечалось, замедляет развитие, что выражается в обратном загибе воображаемой кривой, проведенной через экспериментальные точки на графиках (рис. 1, 2).

Сравнение эмпирических уравнений регрессии эмбрионального развития трех видов от температуры (табл. 2) не показало достоверных различий в скорости развития как между особями одноименных полов различных видов, так и между самцами и самками каждого вида. Значимые различия наблюдаются в величинах нижних температурных порогов самцов и самок *A. andersoni* при сравнении их с порогами клещей одноименных полов двух других видов. Достоверность различий в величинах этого показателя между самцами *A. reductus* и *A. longispinosus* и между самками этих видов регрессионный анализ не подтвердил. Величина нижнего порога эмбрионального развития самцов *A. andersoni* выше, чем у самок того же вида ($p=0,05$).

Анализ средних значений сумм эффективных температур (термических констант), необходимых для завершения развития (табл. 3) не установил различий по этому показателю между самцами трех видов, проходящими эмбриональное развитие. Это же установлено и для самок изу-

Таблица 1. Длительность эмбрионального развития клещей-фитосейид (сутки)

Темпера-тура, (°С)	*Amblyseius andersoni*				*Amblyseius reductus*				*Amblyseius longispinosus*			
	самцы		самки		самцы		самки		самцы		самки	
	n *	M±m	n	M±m	n	M±m	n	M±m	n	M±m	n	M±m
12	18	12,22±0,24	48	11,33±0,15	5	14,80±0,58	38	12,71±0,21		—		—
14	9	7,11±0,31	33	6,52±0,14	10	6,80±0,29	45	6,24±0,14	9	12,44±0,24	17	11,00±0,15
16	8	5,50±0,28	71	4,95±0,06	10	6,30±0,13	77	6,07±0,06	5	7,20±0,20	35	6,89±0,05
18	11	3,32±0,19	69	2,69±0,06	18	4,83±0,08	66	4,46±0,04	12	4,83±0,07	37	4,55±0,03
20	22	2,80±0,06	58	2,54±0,06	12	3,75±0,12	64	3,71±0,03	20	3,45±0,03	22	3,34±0,04
22	17	2,12±0,04	73	1,96±0,03	10	2,67±0,22	72	2,82±0,03	12	2,54±0,03	37	2,51±0,01
24	11	1,91±0,08	79	1,86±0,03	16	2,30±0,03	54	2,20±0,01	15	2,44±0,02	31	2,30±0,02
26	15	1,80±0,07	72	1,71±0,02	20	1,92±0,05	47	1,83±0,02	26	1,96±0,04	69	1,89±0,02
28	11	1,47±0,06	62	1,48±0,02	15	1,79±0,03	60	1,76±0,01	16	1,75±0,02	30	1,69±0,01
30	28	1,38±0,03	50	1,35±0,01	9	1,50±0,04	64	1,44±0,01	15	1,57±0,03	31	1,55±0,01
32	23	1,27±0,03	56	1,19±0,01	10	1,65±0,03	55	1,55±0,01	13	1,24±0,02	19	1,18±0,01
34		—		—		—		—	11	1,41±0,04	25	1,23±0,02
36		—		—		—		—	16	1,21±0,02	13	1,18±0,05

* n — количество особей в опыте.

ченных видов. При сравнении этого показателя у самцов и самок каждого вида выяснено отсутствие различий между ними у клещей *A. andersoni,* а также у *A. reductus*, в то время как самцы *A. longispinosus* требуют большего количества тепла для завершения развития в этой фазе.

Сравнение термических констант было проведено с использованием средних значений сумм эффективных температур, рассчитанных в диапазоне I. В этом случае на результат могла повлиять различная широта

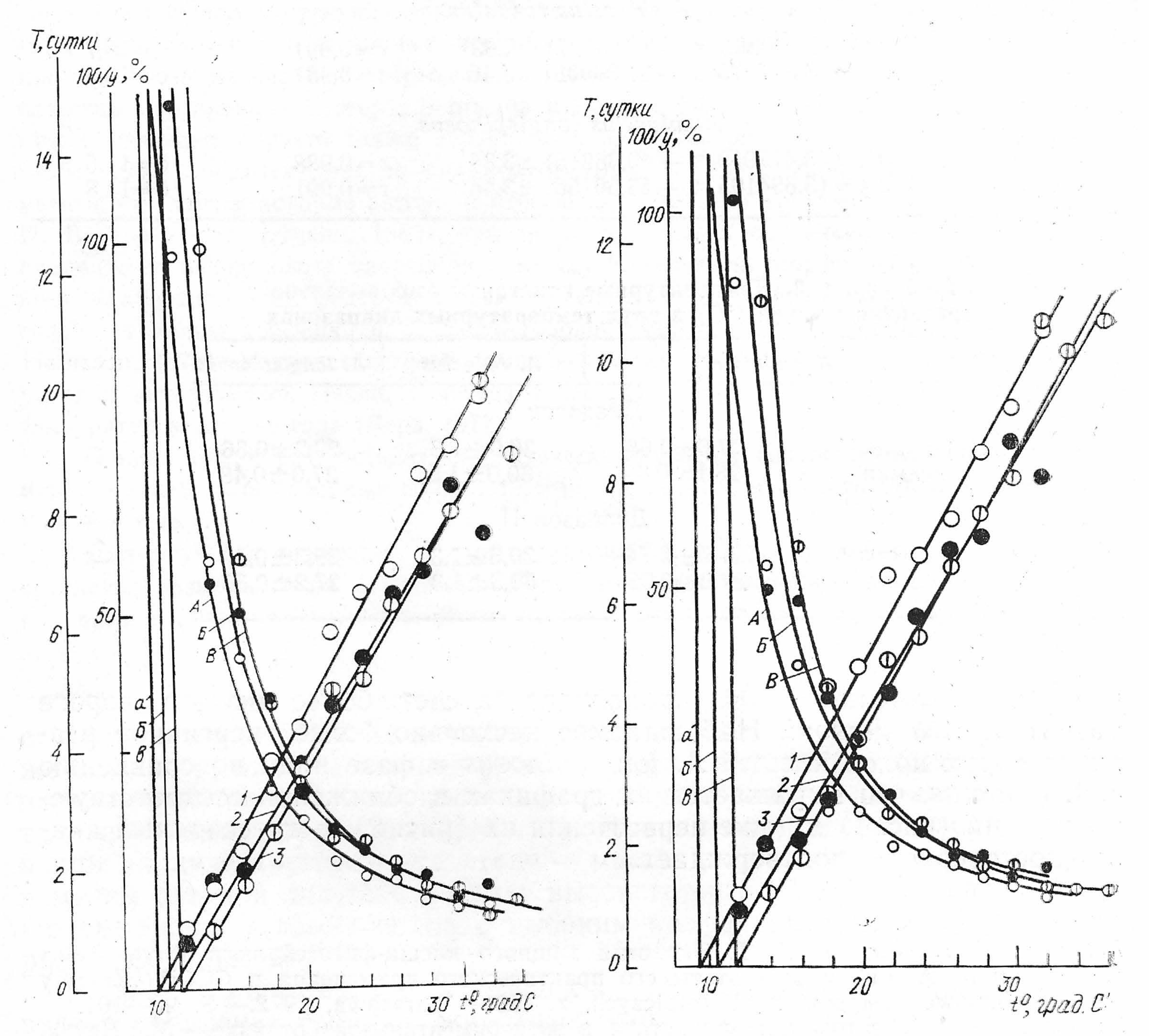


Рис. 1. Влияние температуры на эмбриональное развитие самцов клещей-фитосейид: *1—3* — скорость развития; А—В — длительность развития; *а—в* — нижний температурный порог развития. *1, А, а — A. andersoni*; *2, Б, б — A. reductus*; *3, В, в — A. longispinosus*.

Рис. 2. Влияние температуры на эмбриональное развитие самок клещей-фитосейид. Обозначения как на рис. 1.

диапазона для каждого вида. Для уточнения было проведено дополнительное сравнение величин термических констант в диапазоне II, одинаковом для всех видов (см. выше). Такой вариант анализа в целом подтвердил известные результаты, а также достоверно установил необходимость получения самками *A. reductus* большего количества тепла для завершения эмбрионального развития по сравнению с самками *A. longispinosus*.

Таким образом, длительность и соответственно скорость эмбрионального развития изученных видов фитосейид тесно коррелируют с приращением температуры (табл. 2, графа r — коэффициент корреляции). При этом в фазе яйца клещи обоих полов *A. andersoni* развиваются быстрее двух других видов, хотя скорости развития всех видов досто-

Таблица 2. Уравнения регрессии скорости эмбрионального развития (100/y, проценты) клещей от температуры и коэффициенты корреляции (r) развития с изменением температуры, нижние пороги развития (c)

	Amblyseius andersoni		
самцы	100/y=(3,645363 x — 36,48618)±2,37	r=0,995	c=10,0
самки	100/y=(3,672636 x — 34,19163)±3,10	r=0,993	c=9,3
	Amblyseius reductus		
самцы	100/y=(3,299393 x — 35,18727)±2,83	r=0,991	c=10,7
самки	100/y=(3,357575 x — 35,30908)±3,46	r=0,987	c=10,5
	Amblyseius longispinosus		
самцы	100/y=(3,477919 x — 40,36215)±3,34	r=0,988	c=11,6
самки	100/y=(3,694195 x — 43,50156)±3,46	r=0,991	c=11,8

Таблица 3. Температурные константы эмбрионального развития клещей (°C) в двух температурных диапазонах

	A. andersoni	*A. reductus*	*A. longispinosus*
		Диапазон I	
самцы	27,6±0,68	30,0±1,6	29,2±0,56
самки	28,1±0,82	30,0±1,5	27,0±0,48
		Диапазон II	
самцы	27,9±0,74	30,6±1,3	29,3±0,53
самки	27,9±0,95	30,3±1,3	27,2±0,50

верно не различаются. Это происходит за счет более низкого порога развития *A. andersoni*. Наблюдаемое несколько более энергичное развитие обоих полов клещей *A. longispinosus* в фазе яйца по сравнению с *A. reductus*, что выражается на графиках в сближении соответствующих линий (рис. 1) и даже пересечении их (рис. 2), регрессионный анализ достоверно не подтверждает.

Бегляров Г. А., Ущеков А. Т. Экология хищного клеща-фитосейулюса Phytoseiulus persimilis A.— H. и результаты его практического применения в СССР // Zeszyty problemowe postępów nauk rolniczych, z. 129.— Warszawa, 1972.— S. 93—101.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике.— М. : Наука, 1984.— 424 с.

Кожанчиков И. В. Методы исследования экологии насекомых.— М. : Высш. шк., 1961.— 286 с.

Колодочка Л. А. Фауна и экологические особенности растениеобитающих клещей-фитосейид (Parasitiformes, Phytoseiidae) Лесостепи Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1974.— 25 с.

Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков.— М. : Изд-во АН СССР, 1963.— 323 с.

Badii M. H., McMurtry J. A. Life history of and life table parameters for Phytoseiulus longipes with comparative studies on P. persimilis and Typhlodromus occidentalis (Acari: Phytoseiidae) // Acarologia.— 1984.— **25**, fasc. 2.— P. 111—123.

Bravenboer L., Dosse G. Phytoseiulus riegeli Dosse als Prädator einiger Schadmilben aus der Tetranychus urticae-Gruppe // Ent. exp. appl.— 1962.— **5**, N 4.— P. 291—304.

Moraes G. J. de, McMurtry J. A. Biology of Amblyseius citrifolius (Denmark and Muma) (Acarina — Phytoseiidae) // Hilgardia.— 1981.— **49**, N 1.— P. 1—29.

Morgan V. G., Anderson N. H. Techniques for biological studies on tetranychid mites, especially Bryobia arborea M. & A. and B. praetiosa Koch. // Can. Entomol.— 1958.— **90**, N 4.— P. 212—215.

Siegler E. H. Leaf-disk technique for laboratory tests of acaricides // J. Econ. Entomol.— 1949.— **42**, N 10.— P. 441—442.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 11.04.85